

УДК 576.893.19 : 593.191.2(268.46)

***SPHINCTOCYSTIS PHYLLODOCES* GEN. N., SP. N. (EUGREGARINIDA:
LECUDINIDAE) — НОВЫЙ ВИД ГРЕГАРИН ИЗ *PHYLLODOCE CITRINA*
(POLYCHAETA: PHYLLODOCIDAE)**

© Т. Г. Симдянов

Описывается новый вид асептатных грегариин *Sphinctocystis phyllodoces* gen. n., sp. n. из кишечника беломорской полихеты *Phyllodoce citrina* Malmgren, 1865 (Polychaeta: Phyllodocidae). Приводятся данные по светооптической морфологии и ультраструктуре трофозоитов.

Грегарины (Apicomplexa: Sporozoa: Gregarinomorpha) — это паразитирующая исключительно в беспозвоночных и, как правило, не вызывающая сильной патологии у своих хозяев группа протистов, лишенная заметного практического значения. По всей видимости, именно по этой причине грегарины до сих пор остаются относительно плохо изученной группой, несмотря на свое широкое распространение и очевидную важность для понимания филогении и путей эволюции Apicomplexa в целом.

Большинство исследований, посвященных грегариинам, выполнено лишь на светооптическом уровне. Вместе с тем этих данных явно недостаточно для построения естественной филогенетической системы грегариин. Неудовлетворительную степень разработанности системы отмечают все авторы крупных сводок, посвященных этой группе протистов (Grassé, 1953; Levine, 1985, 1988; Clifton, 2000). Электронно-микроскопические исследования грегариин, хотя и представляют много интересной информации, носят, в целом, неравномерный и разрозненный характер — разные таксоны изучены с неодинаковой степенью подробности. Поэтому, несмотря на большое количество интереснейших данных, ультраструктурные признаки пока не могут быть в полной мере использованы для целей систематики — в особенности систематики на уровне семейств и ниже, хотя немногочисленные попытки в этом направлении и предпринимались (Vavra, 1969; Desportes et al., 1977; Ormieres et al., 1977). Что же касается применения методов молекулярной филогении, то такие исследования грегариин только начинаются (Leander et al., 2003 a, b). Таким образом, система грегариин в настоящее время носит во многом предварительный характер, что большей частью обусловлено недостаточной и неравномерной изученностью группы.

В отряде Eugregarinida хуже всего исследованы примитивные асептатные грегарины семейств Lecudinidae и Urosporidae, паразитирующие в различных морских беспозвоночных. Сем. Lecudinidae включает около 160 видов. Более чем у половины из них известны только трофозоиты, тогда как дру-

гие стадии жизненного цикла не найдены. Светооптическая морфология трофозоитов лекудинид гораздо менее богата по сравнению с таковой септатных грегариин, обладающих расчлененным телом и эпимеритом, который часто характеризуется сложной формой. Поэтому диагнозы родов и видов сем. Lecudinidae обычно основываются не только на морфологии трофозоитов, но и на таксономической принадлежности их хозяев, которая при этом часто выходит на первый план (Levine, 1976, 1977 a; Clopton, 2000). В то же время диагностика представителей сем. Urosporidae основана на особенностях строения ооцист и, опять-таки, на таксономической принадлежности хозяина, а вот трофозоиты этих грегариин известны не всегда (Levine, 1977 b; Clopton, 2000).

В ультраструктурном отношении изучено лишь 12 видов сем. Lecudinidae, принадлежащих к 9 родам, и 2 вида сем. Urosporidae (Schrével, Vivier, 1966; Vivier, 1968; Hoshide, 1973; Porchet-Henneré, Fischer, 1973; Ouassi, Porchet-Henneré, 1978; Porchet, 1978; Desportes, Théodorides, 1986; Симдянов, 1995 а, б, 1996; Hoshide, Todd, 1996). При этом в сем. Lecudinidae выявлены различия в строении эпицита, которые, вероятно, могут играть роль в диагностике родов. В целом же более определенные выводы сделать невозможно из-за явного недостатка данных (и ультраструктурных, и светооптических) и трудности их сопоставления.

Плохая разработанность систематических критериев затрудняет также изучение фауны грегариин морских беспозвоночных, поскольку идентификация вновь обнаруженных трофозоитов грегарины с неизвестным жизненным циклом (а это наиболее частый случай) становится затруднительной. Этим, в частности, можно объяснить и плохую изученность фауны грегариин морей России. Работы, посвященные данному вопросу, очень немногочисленны (Dogiel, 1906, 1909, 1910; Мавродиadi, 1908, 1914; Ssokoloff, 1914; Боголепова, 1953; Найденова, 1990; Белофастова, 1996).

Эта статья продолжает серию работ по изучению фауны и морфологии грегариин морских беспозвоночных Белого моря, в которых автор помимо традиционных светооптических описаний пытается привлечь к использованию в диагностике родов и видов ультраструктурные данные (Симдянов, 1992, 1995 а, б, 1996).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованный материал был собран в 1990 г. на Еремеевском пороге (о-в Большой Еремеевский) рядом с Беломорской биологической станцией МГУ (пролив Великая Салма, Кандалакшский залив Белого моря). Внимание автора, собиравшего животных для паразитологического вскрытия, привлек крупный червь, плывущий в отливном течении. При ближайшем рассмотрении оказалось, что это имеющая необычную желто-черную раскраску полихета *Phyllodoce citrina* Malmgren, 1865 (det. проф. А. Б. Цетлин, кафедра зоологии беспозвоночных МГУ). Следует особо отметить, что этот вид очень редок для Белого моря и никогда более не попадал в руки автору. Таким образом, оказался пойманным и вскрытым единственный экземпляр хозяина, в кишечнике которого и были обнаружены описываемые ниже паразиты.

Живые грегарины, помещенные в каплю морской воды под покровное стекло, изучались в световом микроскопе МБС-1. Для приготовления постоянных препаратов объекты фиксировали жидкостью Буэна с последую-

шей отмывкой 70°-ным спиртом и после окраски гематоксилином Караччи заключали в канадский бальзам по стандартной методике.

Все электронно-микроскопические исследования выполнены в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ. Для исследования при помощи сканирующего электронного микроскопа часть грегариин была зафиксирована 4 %-ным формалином на морской воде, а затем постфиксирована 2 %-ным раствором OsO_4 . После восходящей спиртовой проводки (35, 50, 70, 80, 96°) объекты переводили в смесь 96°-ного спирта и ацетона 1 : 1, далее следовали 3 смены ацетона по 1 ч и сушка в критической точке. Вслед за этим объекты подвергали золото-палладиевому напылению и изучали в сканирующем электронном микроскопе Hitachi S-405A.

Для получения ультратонких срезов грегариин фиксировали 1.5 %-ным глютаровым альдегидом на 0.1 М какодилатном буфере, постфиксировали 2 %-ным раствором OsO_4 на 0.1 М какодилатном буфере, а затем заливали в эпон-аралдит по стандартной методике. Полученные блоки резали на ультратоме LKB-III. Поперечные ультратонкие срезы, окрашенные уранил-ацетатом и цитратом свинца, изучали в электронном микроскопе JEM-100B.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В средней кишке многощетинкового червя *Phyllodoce citrina* Malmgren, 1865 было обнаружено более 100 трофозоитов грегариин, отнесенных к новому роду и виду — *Sphinctocystis phyllodoce* gen. n., sp. n. (рис. 1). Максимальные наблюдавшиеся размеры трофозоитов — 617 мкм в дл. и 77 мкм в шир. Передний конец закругленный, часто немного повернут вбок. Септа отсутствует. На препаратах, окрашенных гематоксилином, цитоплазма переднего конца почти не отличается от таковой остальной части тела. Тело сильно вытянуто в длину, к заднему концу сужается и обычно имеет кольцевые перетяжки, число и положение которых варьирует в пределах от 3 до 10. Задний конец клетки закругленный. Ядро, по классификации Райкова (1978), относится к типу пузырьковидных ядер, сферическое, у фиксированных экземпляров имеет эллипсоидальную форму, будучи вытянуто вдоль оси тела грегарины. Оно лежит в передней трети тела и содержит 1—6 кариосом разного размера. Размеры ядра по большей оси колеблются от 24 до 52 мкм.

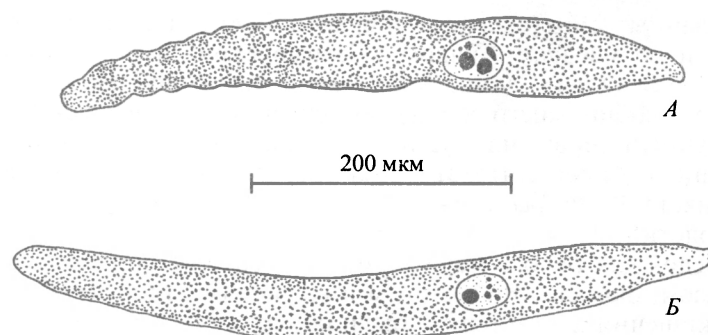


Рис. 1. Трофозоиты *Sphinctocystis phyllodoce* sp. n. (окраска — гематоксилин по Караччи).
А — трофозоит с кольцевыми перехватами, Б — трофозоит без кольцевых перехватов.

Fig. 1. Trophozoites *Sphinctocystis phyllodoce* sp. n. (Karacchi's haematoxylin stain).

В морской воде грегарины передвигаются, медленно скользя по предметному стеклу. Через 20—30 мин грегарины начинают округляться и погибают. Других стадий жизненного цикла не обнаружено.

На фотографиях со сканирующего электронного микроскопа (рис. 2, А—Г, см. вклейку) хорошо видны гребни эпицита, изгибающиеся в тангентальной плоскости. На переднем конце тела они исчезают, плавно уменьшаясь в высоте, в результате чего формируется область, лишенная гребней, — гладкая площадка диаметром около 10 мкм (рис. 2, А). В ее середине находится отчетливо выраженная апикальная папилла высотой около 1.5 мкм. На заднем конце тела наблюдается схождение гребней без заметного изменения их высоты (рис. 2, Г).

Изучение ультратонких поперечных срезов трофозоитов (рис. 3, см. вклейку) показало наличие типичной для споровиков трехмембранной пелликулы толщиной 35—40 нм, покрытой гликокаликсом (до 12 нм), и образующей многочисленные высокие эпицитарные гребни (рис. 3, Б—Д, 4). В поперечном сечении гребни имеют пальцеобразную форму — у них параллельные боковые стороны и закругленная вершина. Средняя высота гребней 976 нм, толщина — 194 нм. Апикальные филаменты выражены четко, их количество — 6—8. Апикальных арок также 6—8. Снизу к пелликуле прилегает подстилающий слой толщиной около 20 нм, образующий в основании гребней перемычки, которые отделяют цитоплазму гребней от остальной цитоплазмы. В своей нижней части подстилающий слой переходит в сеть, образованную рыхло расположенными фибриллами (рис. 3, Г: *ФС*) и пронизывающую всю цитоплазму. Толщина фибрилл 20—22 нм.

Разграничение на экто- и эндоплазму, проводимое у грегариин по признаку наличия или отсутствия зерен запасного углевода — амилопектина (Vivier, 1968) довольно четкое. Толщина эктоплазматического слоя варьирует на срезе от 1.5 до 2.5 мкм. Примерно на расстоянии 200—300 нм ниже пелликулы обнаруживаются кольцевые кортикальные микротрубочки (25 нм), иногда расположенные в 2—3 слоя (рис. 3, Е). Продольные микротрубочки отсутствуют. Как в экто-, так и в эндоплазме многочисленны вакуоли (200—700 мкм) часто с различным содержанием — фибриллярным, гранулярным и смешанным (рис. 3, Б, В), а также одетые мембраной гранулы однородного плотного материала (150—350 нм) (рис. 3, Е).

Эндоплазма содержит в большом количестве зерна амилопектина округлой формы, величиной порядка 0.7—1.2 мкм (рис. 3, А, Б). У крупных зерен хорошо выражены зоны повышенной электронной плотности, которые могут располагаться в зерне концентрически, либо радиально. Из клеточных органелл на срезах видны хорошо развитые диктиосомы, имеющие не совсем обычное строение: в основании их проксимальной (цис-) части лежит крупное пузырчатое мембранное образование (рис. 3, Б, Е). От дистальной (транс-) части диктиосом отпочковываются мембранные пузырьки с электронно-плотным содержимым, сходные с описанными выше плотными гранулами. Кроме того, вблизи ядра обнаружены «инвертированные» диктиосомы — их морфологически дистальная часть смотрит в сторону ядра, а проксимальная — к поверхности клетки (рис. 3, З, И).

Необычна структура ядра (рис. 3, А, З, К): в кариолимфе присутствуют в большом числе рыхлые тяжи толщиной 25—30 нм, сходные с фрагментированной нуклеолономой, описанной у грегариин *Enterocystis fungoides* и *E. racovitzae* из кишечника личинок поденок сем. Baetidae (Desportes, 1974; Gaino, Rebora, 1998). Хорошо видно круглое ядрышко, в котором можно различить 2 зоны — внутреннюю плотную фибриллярную и рыхлую на-

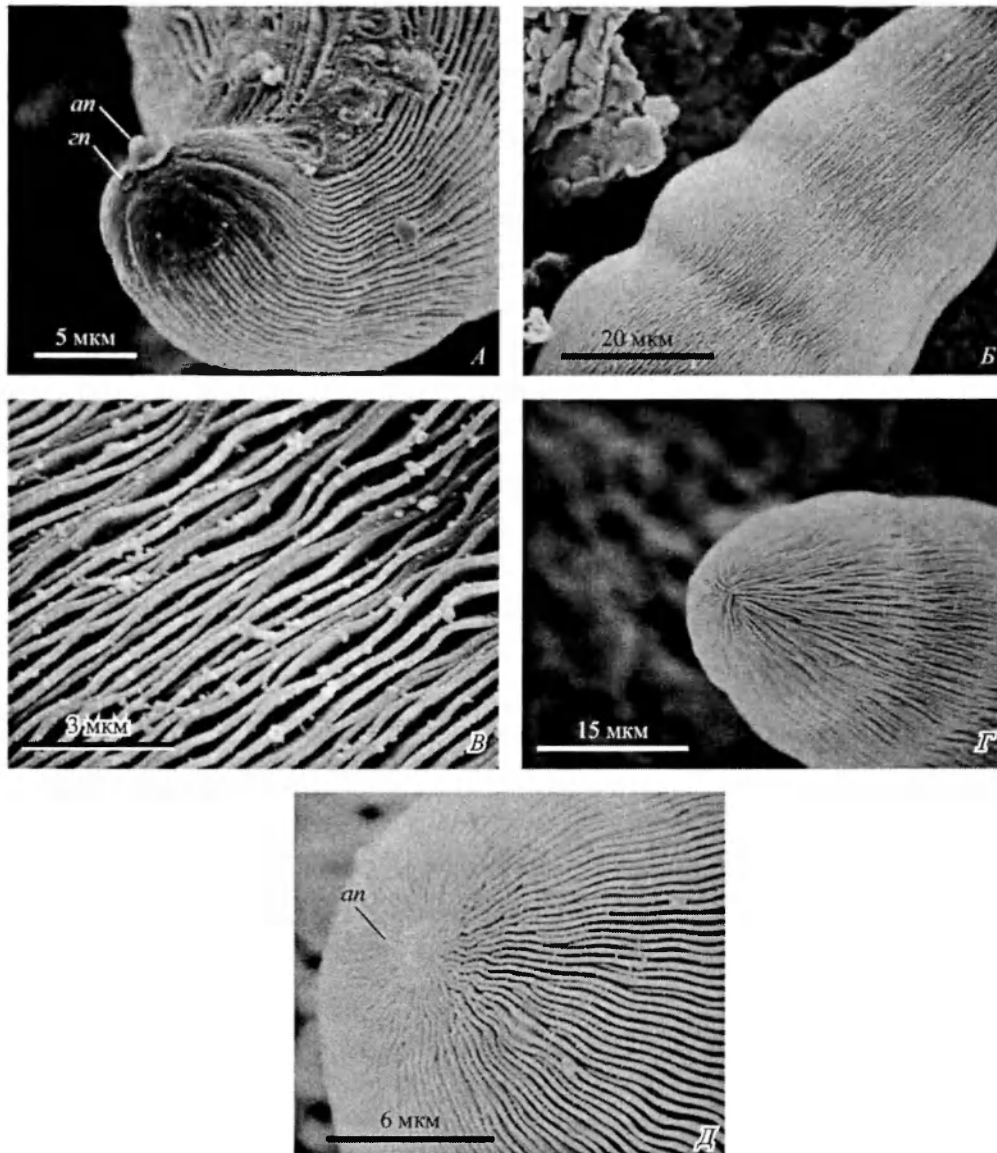


Рис. 2. Сканирующая электронная микроскопия трофозитов *Sphinctocystis phyllodoce* sp. n. (A—Г) и *Lecudina pellucida* (Д).

A — передний конец *Sphinctocystis phyllodoce*, Б — середина тела *Sphinctocystis phyllodoce* с кольцевыми пере-
хватами и гребнями эпистита, В — эпистит *Sphinctocystis phyllodoce*, Г — задний конец *Sphinctocystis phyllodoce*,
Д — передний конец *Lecudina pellucida* (гладкая площадка не выражена). an — апикальная папилла, gn —
гладкая площадка.

Fig. 2. SEM of *Sphinctocystis phyllodoce* sp. n. (A—Г) and *Lecudina pellucida* (Д) trophozoites.

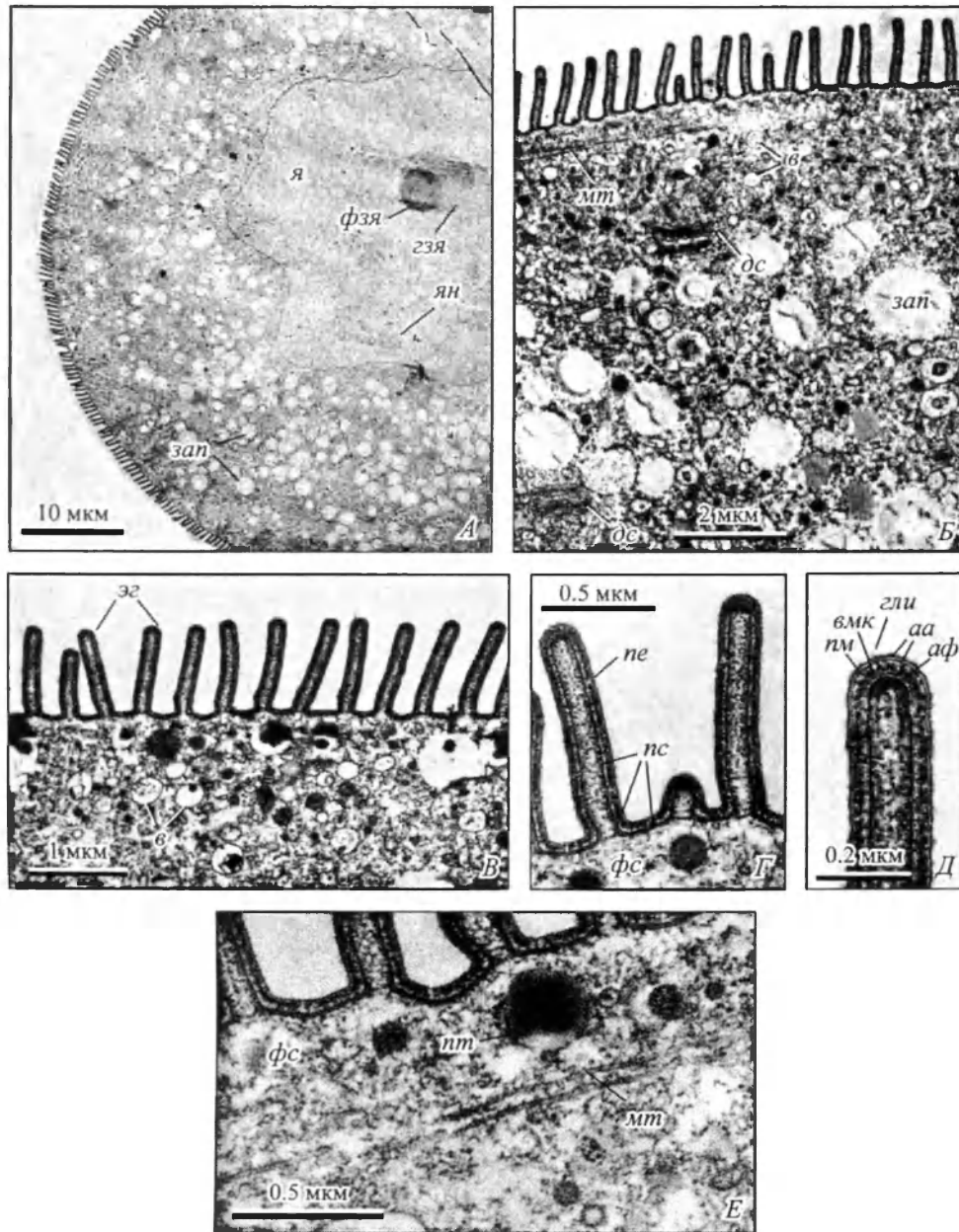


Рис. 3. Ультраструктура трофозойта *Sphinctocystis phyllodoce* sp. n. на поперечных срезах.

А — фрагмент поперечного среза, Б — фрагмент поперечного среза, В — эпицит и эктоплазма, Г — эпицит, Д — вершина эпицитарного гребня, Е — кортикальная зона, Ж — строение диктиосомы, З — фрагмент ядра и «инвертированные» диктиосомы, И — строение «инвертированных» диктиосом, К — «ядерные нити» (ЯН) на большом увеличении. аа — апикальные арки; аф — апикальные филаменты; в — вакуоли; влк — внутренний мембранный комплекс пелликулы; гзя — гранулярная зона ядрышка; гли — гликокаликс; дс — диктиосомы; зап — зерна амилопектина; мт — кольцевые кортикальные микротрубочки; мс — мембранные структуры в основании диктиосом, возможно цистерна ЭПР; не — пелликула; пм — плазматическая мембрана (плазмалемма); пс — подстилающий слой; пт — плотные тела; фзя — фибриллярная зона ядрышка; фс — фибриллярная сеть; эг — эпицитарные гребни; я — ядро; ян — «ядерные нити», возможно, фрагменты нуклеолономы; яо — ядерная оболочка.

Fig. 3. Fine structure of the *Sphinctocystis phyllodoce* sp. n. trophozoite on the cross-sections.

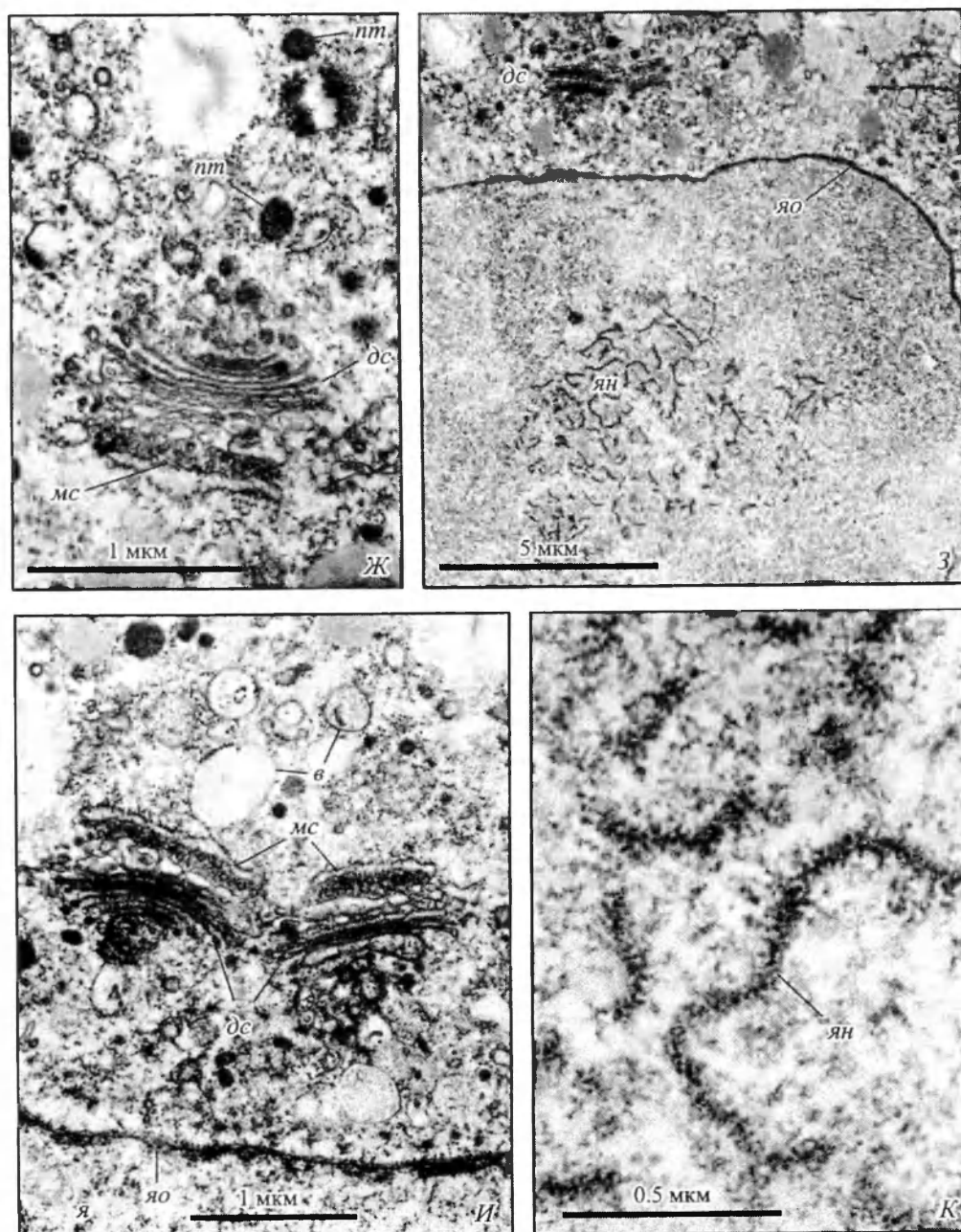


Рис. 3 (продолжение).

ружную гранулярную (рис. 3, А). Ядерная оболочка, как и у большинства других грегариин, не имеет выростов или каких либо других особенностей строения.

ОБСУЖДЕНИЕ

1. Своеобразными особенностями внешней морфологии трофозоитов грегарины *Sphinctocystis phyllodoces* являются кольцевые перетяжки и асимметричный передний конец. Кольцевые перетяжки отмечены также у некоторых грегариин сем. Urosporidae — паразитов полихет, например, у *Gonospora beloneides* из *Naiades cantrainii* (Alciopidae) (Corbel et al., 1979) и *Urospora travisiae* из *Travisia forbesi* (Opheliidae) (Dogiel, 1909, 1910). Трофозоиты последней грегарины отличаются характерной формой тела, которое изломано под тупым углом примерно на середине своей длины. Асимметричный передний конец отмечен у некоторых представителей рода *Lankesteria* (Lecudiniidae) — паразитов кишечника асцидий: *L. zonata*, *L. maculata*, *L. molgulidarum*, *L. cyrtocephala* (Ormieres, 1965; Симдянов, 1995 б).

2. При помощи сканирующего электронного микроскопа исследовано очень небольшое число видов асептатных грегариин из морских беспозвоночных (Симдянов, 1995 а, б, 1996). Наличие на переднем конце апикальной папиллы, окруженной гладкой площадкой, сближает *Sphinctocystis phyllodoces* с представителями рода *Lankesteria* — *L. cyrtocephala* и *L. levinei* (Симдянов, 1995 б). С другой стороны, изученная нами грегариина *Lecudina* sp. из полихеты *Nereis pelagica*, внешне сходная с *Lecudina pellucida* Kolliker sensu Vivier, 1968, обладает хорошо выраженной апикальной папиллой, но лишена гладкой площади (рис. 2, Д). Гладкая площадка *Sphinctocystis phyllodoces* крупнее и выражена гораздо лучше, чем у исследованных видов рода *Lankesteria*. К сожалению, недостаток материала не позволил изучить строение переднего конца описываемых грегариин на продольных срезах. Однако, фотографии с СЭМ заставляют предположить, что гладкая площадка свободных трофозоитов *Sphinctocystis phyllodoces* образуется, как и у *Lankesteria*, за счет уменьшения высоты эпицитарных гребней вплоть до их полного исчезновения, а не за счет срастания верхушек гребней, как это, например, имеет место у *Kamptocephalus mobilis* (Симдянов, 1995 а).

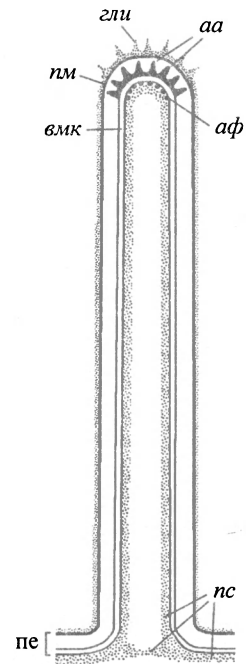
3. Эпицит *Sphinctocystis phyllodoces* (рис. 4) по своему строению близок к «классическому эпициту», впервые детально описанному у *Lecudina pellucida* из полихеты *Perinereis cultrifera* (Vivier, 1968) и обладает всеми его основными чертами: хорошо развиты апикальные арки с апикальными филламентами, подстилающий слой образует перепоны в основаниях гребней («lame basale» у Вивье). Основное отличие от эпицита *Lecudina pellucida* заключается в форме поперечного сечения гребней — у *Sphinctocystis phyllodoces* гребни на срезах мономорфные, пальцевидные: узкие, высокие, прямые, с параллельными боковинами. У *Lecudina pellucida* они разнообразны по форме: суживающиеся к вершине, с перехватом основания, часто волнообразно искривленные.

Дополнительные осевые структуры в вершинах гребней, описанных для узких и высоких гребней некоторых грегариин ракообразных (Desportes et al., 1977), а также для эпицитов *Gonospora beloneides* с головчатыми гребнями (Corbel et al., 1979) и двух видов рода *Lankesteria* (Симдянов, 1995 б), у *Sphinctocystis phyllodoces* отсутствуют.

Рис. 4. Схема строения эпицитарного гребня *Sphinctocystis phyllodoces* sp. n.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

Fig. 4. Diagram of the epicytic fold of *Sphinctocystis phyllodoces* sp. n.



4. Строение цитоплазмы *Sphinctocystis phyllodoces* в целом обычно для эугрегаринов, в частности, для *Lecudina pellucida* (Vivier, 1968). Исключение составляют лишь диктиосомы — они очень похожи на диктиосомы *Gonospora beloneides*, также снабженные сложной мембранной структурой в основании (Gorbel et al., 1979). Корбель и др. показали, что эта структура образована разрастаниями гладкого эндоплазматического ретикула (ЭПР), который, кроме того, может связывать соседние диктиосомы друг с другом. Диктиосомы *Sphinctocystis phyllodoces* продуцируют пузырьки с электронно-плотным содержимым, сходные с покрытыми мембраной плотными гранулами, часто встречающимися в цитоплазме. Подобные гранулы обычны и для других грегаринов — по крайней мере, часть из них имеет полисахаридную природу (Corbel et al., 1979; Philippe et al., 1982) и, по всей видимости, представляют собой *мукоцисты* — экструсомы, выделяющие на поверхность клетки либо слизь, либо компоненты гликокаликса (Симдянов, 1995 б).

5. Необычной особенностью строения ядра *Sphinctocystis phyllodoces* на светоптическом уровне является присутствие нескольких кариосом. Мы предполагаем, что лишь одна из них — ядрышко, а остальные представляют собой скопления фрагментов нуклеолономы.

6. Систематическое положение *Sphinctocystis phyllodoces*. Поскольку нами были изучены лишь трофозоиты этой грегарины, то полномасштабный анализ по всей совокупности применяемых в систематике грегаринов признаков невозможен. Тем не менее мы относим *Sphinctocystis phyllodoces* к отряду Eugregarinida на основании свойственного представителям лишь этого отряда уникального признака — наличия эпицитарных гребней и включаем в подотряд Aseptata, поскольку септа, делящая клетку на про- и дейтомерит, отсутствует.

Значительно труднее обосновать семейственную и особенно родовую принадлежность *Sphinctocystis phyllodoces*. В морских беспозвоночных паразитируют представители 2 семейств асептатных грегаринов — Urosporidae и Lecudinidae. Грегарины сем. Urosporidae — преимущественно паразиты полости тела — характеризуются в обязательном порядке особым строением ооцист, снабженных воротничком или утолщением на одном из полюсов и одним или двумя более или менее выраженными выростами эписпоры на другом (Levine, 1977 b; Clopton, 2000). Морфология ооцист, как уже указывалось в начале, является в этом семействе основным критерием для выделения родов. Диагноз другого семейства — Lecudinidae звучит следующим образом: «трофозоиты удлиненные, движение скользкое; начальные стадии развития обычно внутриклеточные; сизигии латеральные или фронтальные; ооцисты эллипсоидальные или овоидные со слабым утолщением стенки на одном конце» (Clopton, 2000). В реальности же в этом семействе, включающем около 30 родов, все стадии жизненного цикла известны лишь у небольшо-

шого числа видов, ооцисты — у части видов 8 родов. У представителей более чем половины родов этого семейства описаны лишь трофозоиты, и описания, как и диагнозы, в таких случаях делаются только на основе признаков этой стадии (Levine, 1976, 1977 а). По мнению Ливайна (Levine, 1977 а), с которыми мы в данном случае полностью согласны, семейство это, скорее всего, сборное — истинное систематическое положение и родственные связи его представителей должны прояснить будущие исследования.

Применение ультраструктурных критериев для уточнения принадлежности описываемой грегарины к какому-либо определенному семейству довольно проблематично. Так, диктиосомы *Sphinctocystis phyllodoces* похожи на диктиосомы *Gonospora beloneides* (Urosporidae), а наличие большого количества фрагментов нуклеолонемы в кариолимфе сближает *Sphinctocystis phyllodoces* с *Enterocystis* (Enterocystidae) — паразитами личинок поденок.

Что касается эпицита, то даже у небольшого числа подробно исследованных в этом отношении видов сем. Lecudinidae его строение достаточно разнообразно: классический эпицит *Lecudina pellucida*, классический эпицит с дополнительными осевыми структурами (*Lankesteria levinei* и *L. cyrtocephala*) или мощным скоплением фибриллярного материала (*Loxomorpha harmothoe*) в верхушках гребней, абберрантный эпицит без перемычек подстилающего слоя в основании гребней и с микропорами на их боковых стенках у *Kamptocephalus mobilis* и *Mastigorhynchus bradae* (Vivier, 1968; Симдянов, 1995 а, б, 1996). У необычной грегарины *Filipodium ozakii*, по данным Хосиде и Тодда (Hoshide, Todd, 1996), эпицитарные гребни отсутствуют, а вместо них развиваются продольные складки, подостланные продольными микрогубочками, как у архигрегариин рода *Selenidium* (Schrével, 1971 а, б). В промежутках между складками у *Filipodium* формируются многочисленные волосовидные выросты пелликулы — цитопили. У видов рода *Diplauxis* наблюдается полное отсутствие каких-либо складчатых структур и сильное развитие цитопилей (Vivier, Petitprez, 1968; Porchet-Henneré, Fischer, 1973). Заметим, что французские исследователи относят этот род к сем. Urosporidae, тогда как американские авторы (Levine, 1977 а, 1985; Clopton, 2000) — к сем. Lecudinidae. Среди несомненных Urosporidae кортикальные структуры исследованы всего у 2 видов рода *Gonospora*. При этом *Gonospora beloneides* обладает классическим эпицитом с дополнительными осевыми структурами в расширенных верхушках гребней (Corbel et al., 1979), а у другого вида — *Gonospora ormieri* эпицитарные гребни вовсе отсутствуют (Porchet, 1978). Таким образом, и по строению покровов никаких четких различий между семействами Lecudinidae и Urosporidae выявить не удастся в силу неравномерной и недостаточной их изученности, а также явно сборного характера сем. Lecudinidae.

Опираясь на все вышеизложенное, мы считаем возможным предварительно поместить грегарины *Sphinctocystis phyllodoces* в сем. Lecudinidae, поскольку никакие другие стадии, кроме трофозоитов, у нее не известны, а признаки трофозоитов соответствуют диагнозу Lecudinidae. Также в соответствии с существующими подходами этот вид следовало бы отнести к роду *Lecudina*, опираясь на такие диагностические признаки, как таксономическая принадлежность хозяина (полихета), удлиненная форма трофозои-та и отсутствие крючьев или выростов на переднем крае. Однако наличие кольцевых перехватов у большинства трофозоитов и асимметричный передний конец, никогда не встречающиеся у трофозоитов *Lecudina*, все же заставляют нас выделить описываемую грегарины в отдельный род — *Sphinctocystis* gen. nov.

Приводя диагноз и дифференциальный диагноз нового рода, мы считаем необходимым включить в них некоторые важные, на наш взгляд, признаки тонкого строения, отличающие описываемую грегариину от рода *Lecudina* (точнее, от единственного его представителя с изученной ультраструктурой — типового вида рода — *Lecudina pellucida*) и от рода *Lankesteria*, с представителями которого у *Sphinctocystis phyllodoces* есть некоторое морфологическое сходство (см. пункты 1 и 2 настоящего Обсуждения). Некоторые особенности тонкого строения включены также и в диагноз вида *Sphinctocystis phyllodoces* sp. n. Возможно, в результате будущих планомерных исследований ультраструктурные признаки будут шире применяться в систематике грегариин и тогда станет более понятным, какие из них действительно могут использоваться в качестве диагностических, а какие нет.

Ниже приводятся систематическое положение и диагнозы *Sphinctocystis phyllodoces* gen. n., sp. n.

Отряд Eugregarinida Léger, 1900; подотряд Aseptata Chakravarty, 1960; сем. Lecudinidae Kamm, 1922; род *Sphinctocystis* gen. n.

Диагноз. Признаки семейства. Свободные трофозоиты удлинённые, часто с несколькими кольцевыми перехватами. Передний конец асимметричный, без крючков, не ограничен от тела; несет небольшую апикальную папиллу, окружённую гладкой площадкой. Эпицит «классический», без дополнительных осевых структур в вершинах гребней; эпицитарные гребни высокие, в поперечном сечении мономорфные, пальцевидные, с параллельными боковыми поверхностями. Кишечные паразиты полихет.

Дифференциальный диагноз. От рода *Lecudina* отличается асимметричным передним концом, хорошо развитой гладкой площадкой вокруг апикальной папиллы, мономорфными, пальцевидными на поперечном срезе гребнями эпицита. От рода *Lankesteria* отличается систематическим положением хозяина и отсутствием дополнительных осевых структур в вершинах гребней. От обоих родов отличается кольцевыми перехватами на теле трофозоитов.

Типовой вид. *Sphinctocystis phyllodoces* sp. n.

Этимология. Название рода отражает частое наличие кольцевых перехватов на теле трофозоитов.

Sphinctocystis phyllodoces sp. n.

Диагноз. Признаки рода. Свободные трофозоиты сильно вытянутые, крупные, максимальные размеры 617×77 мкм. Средняя высота эпицитарных гребней — 976 нм, толщина — 194 нм; апикальных арок и филamentos по 6—8. Ядро сферическое, у фиксированных — эллипсоидальное, 24—52 мкм по большой оси, лежит в передней трети тела, содержит несколько кариосом разного размера; в кариолимфе присутствуют тяжи, возможно, фрагменты нуклеолонемы толщиной 25—30 нм.

Типовая серия. Микроскопический препарат с 7 трофозоитами, окраска — гематоксилин по Караччи, хранится в Зоологическом музее МГУ, № Z-1. Из одного синтипа изготовлены ультратонкие срезы, изученные на ТЕМ. 2 синтипа изучены на SEM.

Типовой хозяин. *Phyllodoce citrina* Malmgren, 1865 (Polychaeta: Phyllodocidae).

Локализация. Средняя кишка.

Типовое местонахождение. Беломорская биостанция МГУ, Еремевский порог, пролив Великая Салма, Кандалакшский залив, Белое море.

Примечание. Другие стадии жизненного цикла не обнаружены.

Список литературы

- Белофастова И. П. Грегарины рода *Nematopsis* (Eugregarinida, Porosporidae) — паразиты черноморских беспозвоночных // Паразитология. 1996. Т. 30, № 2. С. 159—173.
- Боголепова И. И. Грегарины из залива Петра Великого // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1953. Т. 13. С. 38—56.
- Мавродиادي П. П. Черноморские баяны и паразитирующие в них грегарины // Зап. Новороссийск. общ-ва естествоисп. Одесса, 1908. Т. 32. С. 101—133.
- Мавродиادي П. П. Наблюдения над строением и развитием гregarин. Работы из зоотомической лаб. Варшавск. ун-та. Варшава, 1914. Т. 43. 164 с.
- Найденова Н. Н. Грегарины — причина нематопсиза у черноморских мидий // Рыбн. хоз-во. 1990. № 10. С. 27—29.
- Райков И. Б. Ядро простейших: морфология и эволюция. Л.: Наука, 1978. 328 с.
- Симдянов Т. Г. *Selenidium pennatum* sp. n. — новый вид архигregarин из *Flabelligera affinis* (Polychaeta: Flabelligeridae) // Паразитология. 1992. Т. 29, вып. 4. С. 344—347.
- Симдянов Т. Г. Два новых вида гregarин с aberrантным строением эпицита из полихет Белого моря // Паразитология. 1995 а. Т. 29, вып. 4. С. 305—315.
- Симдянов Т. Г. Ультраструктура двух видов гregarин рода *Lankesteria* (Eugregarinida: Lecudinidae) // Паразитология. 1995 б. Т. 29, вып. 5. С. 424—432.
- Симдянов Т. Г. Морфология и ультраструктура гregarины *Loxomorpha harmothoe* из Белого моря // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 2. С. 174—177.
- Clopton R. E. Order Eugregarinorida Léger, 1900 // An Illustrated Guide to the Protozoa (2nd Edition). Lawrence, KS (USA), 2000. Vol. 1. P. 205—288.
- Corbel J.-C., Desportes I., Théodoridès J. Étude de *Gonospora beloneides* (Ming.) (=Lobianchella beloneides Ming.) (Grégarine, Urosporidae), parasite coelomique d'une Alciopidae (Polychaeta) et remarques sur d'autres Grégarines d'Alciopidae // Protistologica. 1979. Vol. 15, N 1. P. 55—65.
- Desportes I. Ultrastructure et évolution nucléaire des trophozoïtes d'une Grégarine d'Ephéméroptère: *Enterocystis fungoides* M. Codreanu // Journ. Protozool. 1974. Vol. 21, N 1. P. 83—94.
- Desportes I., Vivarès C. P., Théodoridès J. Intérêt taxinomique de l'ultrastructure épicytaire chez *Ganymedes Huxley*, *Porospora Schneider* et *Thiriotia* n. g. Eurégarines parasites de Crustacés // Annales des Sciences naturelles (Zoologie et Biologie animale. Ser. 12). 1977. Vol. 19, N 3. P. 261—277.
- Desportes I., Théodoridès J. *Cygnicollum lankesteri* n. ap., Grégarine (Apicomplexa, Lecudinidae) parasite des Annélides Polychètes *Laetmonice hystrix* et *L. producta*; particularités de l'appareil de fixation et implications taxonomiques // Protistologica. 1986. Vol. 22, N 1. P. 47—60.
- Dogiel V. Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. I. *Cystobia chiridotae* nov. sp. // Arch. Protistenk. 1906. Bd 7. S. 106—130.
- Dogiel V. Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. III. Über die Sporocysten der Colom-Monocystidae // Arch. Protistenk. Bd 16, Hft 2. S. 194—208.
- Dogiel V. Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. IV. *Callynthrochlamys phronimae* Frenz. u. a. m. // Arch. Protistenk. 1910. Bd 20, Hft 1. S. 60—78.
- Gaino E., Rebora M. Contribution to the study of *Enterocystis racovitzai*, a gregarine parasite of *Baetis rhodani* (Ephemeroptera, Baetidae) // Acta Protozool. 1998. Vol. 36, N 3. P. 125—131.
- Grassé P.-P. Classe des Grégarinomorphes // Traité de Zoologie. Paris. 1953. T. 1, fasc. 2. P. 550—690.
- Hoshide K. Studies on the fine structure of gregarines. Observation on *Ferraria cornucephala iwamusi* // Bull. Fac. Education, Yamaguchi Univ. 1973. Vol. 23, N 2. P. 87—91.
- Hoshide K., Todd K. S. The fine structure of cell surface and hair-like projections of *Filipodium ozakii* Hukui 1939 gamonts // Acta Protozool. 1996. Vol. 35, N 4. P. 309—315.
- Leander B. S., Clopton R. E., Keeling P. G. Phylogeny of gregarines (Apicomplexa) as inferred from SSU rDNA and beta-tubulin // Intern. Journ. System. Evol. Microbiol. 2003 a. Vol. 53. P. 345—354.

- Leander B. S., Harper J. T., Keeling P. G. Molecular phylogeny and surface morphology of marine aseptate gregarines (Apicomplexa): *Selenidium* spp. and *Lecudina* spp. // *Journ. Parasitol.* 2003 b. Vol. 89. P. 1191–1205.
- Levine N. D. Revision and checklist of the species of the aseptate gregarines genus *Lecudina* // *Trans. Amer. Micr. Soc.* 1976. Vol. 95, N 4. P. 695–702.
- Levine N. D. Revision and checklist of the species (other than *Lecudina*) of the aseptate gregarine family *Lecudinidae* // *Journ. Protozool.* 1977 a. Vol. 24, N 1. P. 41–52.
- Levine N. D. Checklist of the species of the aseptate gregarine family *Urosporidae* // *Intern. Journ. Parasitol.* 1977 b. Vol. 7. P. 101–108.
- Levine N. D. Phylum 2. Apicomplexa Levine, 1970 // *An Illustrated Guide To The Protozoa* 1st Ed. Kansas, 1985. Vol. 1. P. 322–374.
- Levine N. D. The protozoan phylum Apicomplexa. Boca Raton, USA: CRC Press, 1988. Vol. 1. 203 p.
- Ormierès R. Recherches sur les Sporozoaires parasites des Tuniciers // *Vie et Milieu.* 1965. Vol. 15. P. 823–946.
- Ormierès R., Marquès A., Puisségur C. *Trichorhynchus pulcher* Schneider, 1882, Eugregarine parasite du *Scutigera coleoptrata* L. Cycle, ultrastructure, systématique // *Protistologica.* 1977. Vol. 13, N 3. P. 407–417.
- Ouassi M. A., Porchet-Henneré E. Étude ultrastructurale de mucron d'une Grégarine du genre *Lecudina*, parasite intestinal d'*Audoinia tentaculata* (Annélide Polychète) et de ses rapports avec la cellule hôte // *Protistologica.* 1978. Vol. 14, N 1. P. 39–52.
- Philippe M., Vinckier D., Dubremetz J. F., Schrével J. The three cortical membranes of the gregarines (parasitic Protozoa). III. Comparative studies of the membrane proteins among different sporozoan species during their vegetative phase // *Journ. Protozool.* 1982. Vol. 29, N 3. P. 424–430.
- Porchet E. Étude de cinq Sporozoaires parasitant un même hôte: l'Annélide Polychète *Noto-mastus latericeus* // *Protistologica.* 1978. Vol. 14, N 1. P. 59–76.
- Porchet-Henneré E., Fischer A. *Diplauxis schreveli*, n. sp., Grégarine parasite du coelome de l'Annélide Polychète *Platynereis dumerilli*: cycle et étude ultrastructurale préliminaire // *Protistologica.* 1973. Vol. 9, N 4. P. 437–454.
- Schrével J. Contribution à l'étude des Selenidiidae parasites d'Annélides Polychètes. II. Ultrastructure de quelques trophozoites // *Protistologica.* 1971 a. Vol. 7, N 1. P. 101–130.
- Schrével J. Observations biologiques et ultrastructurales sur les Selenidiidae et leurs conséquences sur la systématique des Grégarinomorphes // *Journ. Protozool.* 1971 b. Vol. 18, N 3. P. 448–479.
- Schrével J., Vivier E. Étude de l'ultrastructure et du rôle de la région antérieure (mucron et épimérite) de Grégarines parasites d'Annélides Polychètes // *Protistologica.* 1966. Vol. 2, N 3. P. 17–28.
- Ssokoloff B. *Cystobia intestinalis* nov. sp. // *Arch. Protistenk.* 1914. Bd 32. S. 221–228.
- Vavra J. *Lankesteria barretti* n. sp. (Eugregarinida, Diplocystidae), a parasite of the mosquito *Aedes triseriatus* (Say) and a review of the genus *Lankesteria* Mingazzini // *Journ. Protozool.* 1969. Vol. 16, N . P. 546–570.
- Vivier E. L'organisation ultrastructurale corticale de la Grégarine *Lecudina pellucida*; ses rapports avec l'alimentation et la locomotion // *Journ. Protozool.* 1968. Vol. 15, N 2. P. 230–246.
- Vivier E., Petitprez A. Les ultrastructures superficielles et leur évolution au niveau de la jonction chez les couples de *Diplauxis hatti*, Grégarine parasite de *Perinereis cultrifera* // *Compt. Rend. Acad. Sci., Paris (Serie D).* 1968. Vol. 266, N 5. P. 491–493.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступила 25.02.2004

SPHINCTOCYSTIS PHYLLODOCES GEN. N., SP. N. (EUGREGARINIDA:
LECUDINIDAE) — A NEW GREGARINE FROM PHYLLODOCE CITRINA
(POLYCHAETA: PHYLLODOCIDAE)

T. G. Simdyanov

Key words: ultrastructure, Apicomplexa, Eugregarinida, Lecudinidae, *Sphinctocystis phyllodoce* gen. n., sp. n., White Sea.

SUMMARY

A new species of aseptate gregarine, *Sphinctocystis phyllodoce* gen. n., sp. n., from the gut of a polychaete *Phyllodoce citrina* Malmgren, 1865 from White Sea is described. The electron and light microscopic data on trophozoites are presented. Taxonomy of the described species is discussed. Certain ultrastructural characters are included in generic and specific diagnoses. Order Eugregarinida Leger, 1900; suborder Aseptata Chakravarty, 1960; family Lecudinidae Kamm, 1922.

Genus *Sphinctocystis* gen. n.

Type species: *Sphinctocystis phyllodoce* sp. n.

Diagnosis. Characters of the family. Free trophozoites elongated, often with several annular constrictions. Anterior end asymmetric, without hooks, not separated from the body, with small apical papilla encircled by smooth area. Epicyte «classical», without additional axial formations at the tops of folds; epicytic folds high, monomorphic in cross sections, finger-shaped, with parallel sidewalls. In the gut of polychaetes.

Differential diagnosis. The new genus differs from *Lecudina* by having asymmetric anterior end, developed smooth area around the apical papilla, and monomorphic epicytic folds looking finger-shaped in cross sections. It also differs from *Lankesteria* by the absence of additional axial formations at the tops of the epicytic folds. It differs from both named genera by presence of annular constrictions on the trophozoit body.

Sphinctocystis phyllodoce sp. n.

Diagnosis. Characters of the genus. Free trophozoites elongated, large, up to 617×77 μm . The average height of epicytic folds 976 nm, thickness 194 nm; there are 6—8 apical filaments and rippled dense structures per fold. Nucleus spherical (ellipsoid after fixation), 24—52 μm along longest axis, localised in anterior third of the body, carries several karyosomes of various size; 25—30 nm thick fibrils (possible fragments of nucleolonema) may be present in karyolymph. Other stages unknown.

Type series. Microscope preparation with 7 trophozoites, Karacci's haematoxylin stained, is kept in the Zoological museum of the Moscow State University (collection number: Z-1).

Type host *Phyllodoce citrina* Malmgren, 1865 (Polychaeta: Phyllodocidae).

Localisation. Mid-gut.

Type locality. White Sea Biological Station of the Moscow State University, Yermeyevsky Rapid, Velikaya Salma Strait, Kandalaksha Bay, White Sea.